ENCÉPHALISATION ET ADAPTATIONS ÉCOBIOLOGIQUES CHEZ LES CHONDRICHTYENS

par

Roland BAUCHOT, Roland PLATEL, Jean-Marc RIDET, Monique DIAGNE
et Christian DELFINI (1)

RÉSUMÉ. - L'encéphalisation des Chondrichtyens est étudiée à partir des poids somatiques et encéphaliques de 81 espèces. Le coefficient d'allométrie (0,67) est proche de la valeur théorique 2/3 également trouvée chez d'autres Vertébrés. L'espèce la moins encéphalisée est *Squatina squatina*. Chez les Requins, les Hexanchiformes primitifs sont moins encéphalisés que les Squaliformes et les Carchariniformes. Chez les Raies, les Rajiformes sont moins encéphalisés que les Myliobatiformes. Les Chimères occupent une position moyenne au sein des Chondrichtyens. Parmi les critères, autres que la phylogénie, qui expliquent ces différences, les plus importants semblent être le mode de vie (espèces benthiques ou pélagiques), le mode de prédation (chasse active ou à l'affût) et la protection contre les prédateurs (fuite active ou protection passive par taille somatique importante ou mimétisme).

ABSTRACT. - Encephalization and ecobiological adaptations in Chondrichthyans.

Encephalization in Chondrichthyan fishes was studied from the brain and body weights of 81 species. The allometric coefficient (.67) is near the theorical value of 2/3 found in other Vertebrates. The least encephalized species is *Squatina squatina*. Among Sharks, the primitive Hexanchiformes are less encephalized than the Squaliformes or Carchariniformes. Among Rays, the Rajiformes are less encephalized than the Myliobatiformes. Holocephali show an intermediate position among Chondrichthyes. The more important criteria other than phylogenesis to explain these differences seem to be the mode of life (benthic or pelagic), the mode of predation (waiting or active hunting) and the protection against predators (quick detection of danger and flight, or passive avoidance through large size or mimicry).

Mots-clés. - Chondrichthyes, Encephalization, Phylogenesis, Biological adaptation.

L'encéphalisation, rapport pondéral liant la masse de l'encéphale à celle du corps, est liée à certains aspects de l'écobiologie d'un groupe taxinomique. C'est ce qui a été montré chez les Poissons Téléostéens (Bauchot *et al.*, 1989; Ridet et Bauchot, 1990) et, chez les Reptiles, les Lacertiliens (Platel, 1976, 1980) et les Ophidiens (Timmel et Platel, 1988).

Quelques travaux récents - Northcutt (1977, 1978) et Myagkov (1987, 1991) - concernent les Chondrichtyens. Nous leur avions déjà consacré trois études: une monographie de l'encéphale de la Roussette, *Scyliorhinus canicula* (Ridet *et al.*, 1973), une étude de l'encéphalisation des Élasmobranches (Bauchot *et al.*, 1976) et des Holocéphales (Platel *et al.*, 1985).

(1) Equipe de Neuroanatomie comparée, Laboratoire d'Anatomie comparée, Université Paris 7 - Denis Diderot, Case 7077, 2, place Jussieu, 75251 Paris Cedex 05, FRANCE.

Les variations adaptatives semblent peu diversifiées chez les Chondrichtyens, sans doute parce qu'ils sont tous prédateurs (à l'exception des microphages comme le Requin baleine, le Requin pélerin et les Mobulidés). Des particularités sont néanmoins présentes, comme les rapports plus ou moins étroits et constants qu'ils ont avec le fond (espèces benthiques et pélagiques, cette localisation étant liée à la nature des proies). Les différences de taille conduisent à distinguer les prédateurs en fin de chaîne de ceux qui sont soumis eux-mêmes à la prédation. La vie en groupe, avec des rapports sociaux plus ou moins complexes, ou l'état solitaire, sont aussi des aspects biologiques importants qui doivent être pris en compte. Il ne nous est pas possible de savoir, à l'heure actuelle, si le mode de reproduction (oviparité, viviparité) a une incidence sur l'encéphalisation. Quant à l'opposition vie sédentaire, vie migratrice, son influence se retrouve dans le niveau d'activité motrice de chaque espèce.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Notre échantillon comprend 81 espèces. Leurs poids somatiques (S) et encéphaliques (E), exprimés en grammes, ont été mesurés par nos soins ou relevés dans la littérature.

Dans le premier cas, le matériel provient de campagnes de pêche en Manche, en Mer du Nord et sur les côtes bretonnes (Concarneau et Roscoff) en 1972, en Océan Indien en 1974 (Ile de la Réunion) (Bauchot *et al.*, 1976), en Océan Pacifique en 1976 (Atoll d'Eniwetak) et en 1978 (Nouvelle Calédonie); enfin en mer d'Irlande (Geryon 1 et Geryon 2) au printemps 1984 et 1985.

La figure 1 réunit quelques-uns des encéphales choisis dans les principaux groupes de Chondrichtyens étudiés: Requins, Raies, Anges de mer, Torpilles; elle révèle, en vue dorsale, une grande diversité tant dans la forme générale que dans l'importance relative des principales subdivisions.

L'encéphale est extrait de l'animal fraîchement tué, jamais congelé. On sectionne les nerfs crâniens à leur émergence et la moelle épinière au niveau de la première paire de nerfs rachidiens. L'encéphale est immédiatement pesé (à 2 mg près), puis fixé et conservé dans le Bouin. Quand les conditions de la récolte rendent impossible la pesée immédiate, on l'effectue ultérieurement en apportant des termes correctifs. On a montré en effet que l'immersion dans le Bouin diminue le poids de l'encéphale de 22 % (par rapport au poids frais) après un séjour d'un mois (Ridet *et al.*, 1973, 1977).

Les données de la littérature, extraites des articles de Crile et Quiring (1940), de Northcutt (1977), de Fossi (1984) et de Myagkov (1991), nécessitent un examen critique avant d'être retenues. Les pesées ne sont pas toujours réalisées sur du matériel frais et les conditions de mesure ne sont parfois pas précisées. Quand l'auteur indique que l'encéphale a subi, pendant une durée non déterminée, une fixation-conservation dans l'alcool (Northcutt, 1977), nous avons corrigé ces valeurs suivant les propositions de l'auteur lui-même, en les augmentant de 9%.

Les valeurs empruntées à Myagkov (1991) sont également discutables faute de savoir si les individus retenus sont juvéniles ou adultes; les juvéniles montrent en effet une nette surencéphalisation. Comme cette indétermination frappe également certaines de nos mesures, nous avons apporté à toutes les espèces étudiées une correction éventuelle en fonction du protocole suivant:

Pour chaque espèce étudiée, le poids somatique moyen "adulte" est pris en compte. Cette information nous a été aimablement fournie par notre collègue Bernard Seret

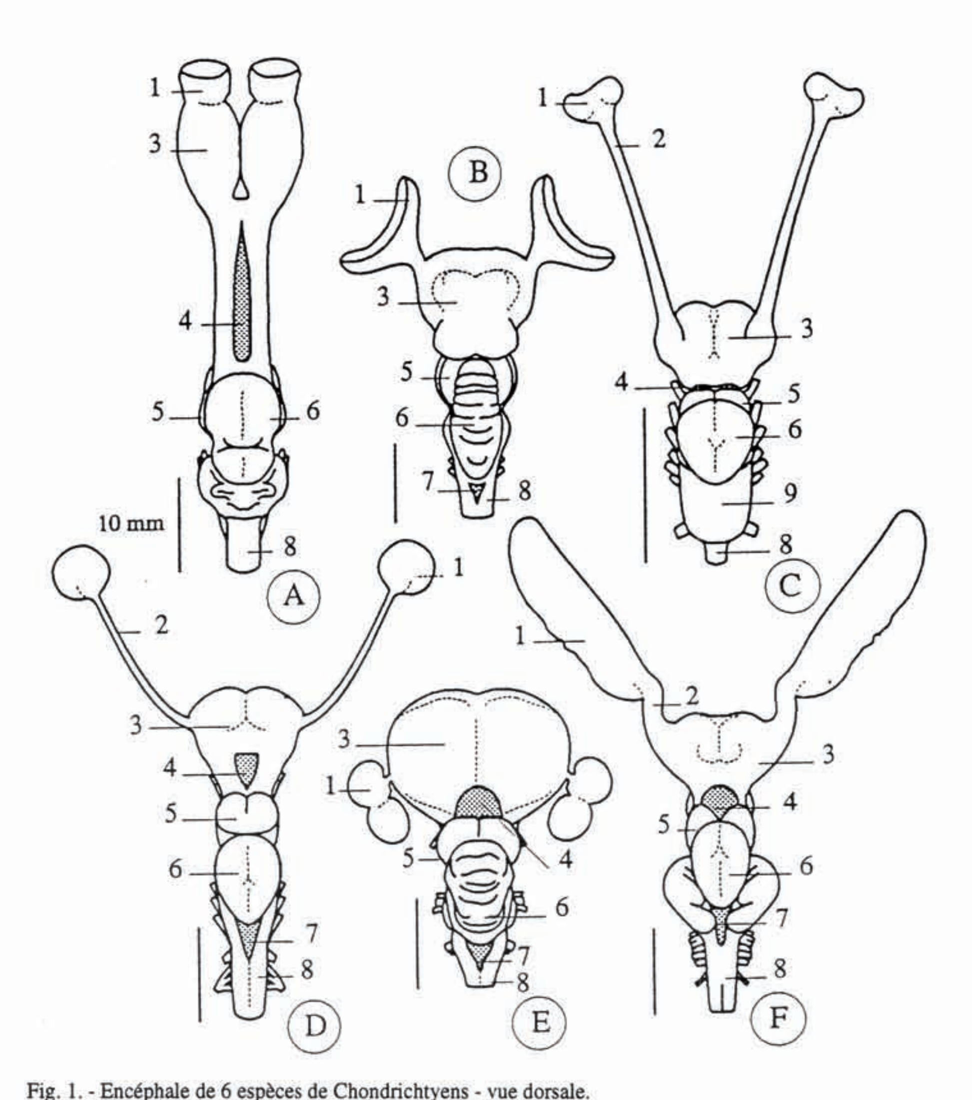


Fig. 1. - Encéphale de 6 espèces de Chondrichtyens - vue dorsale.
A. *Chimaera monstrosa* (Holocéphales) - B. *Taeniura limma* (Myliobatiformes) - C. *Torpedo marmorata* (Torpédiniformes) - D. *Squatina squatina* (Squatiniformes) - E. *Carcharhinus melanopterus* (juvénile) (Carchariniformes) - F. *Raja radiata* (Rajiformes). 1. bulbe olfactif - 2. pédoncule olfactif - 3. hémisphère télencéphalique - 4. diencéphale - 5. toit mésencéphalique - 6. corps cérébelleux - 7. ventricule rhombencéphalique - 8. moelle épinière - 9. organe électrique. *[Dorsal view of the brain of six Chondrichthyan species. A.* Chimaera monstrosa *(Holocephali) - B.* Taeniura limma *(Myliobatiformes) - C.* Torpedo marmorata *(Torpediniformes) - D.* Squatina squatina *(Squatiniformes) - E.* Carcharhinus melanopterus *(juvenile) (Carchariniformes) - F.* Raja radiata *(Rajiformes). 1. olfactory bulb - 2. olfactory peduncle - 3. telencephalic hemisphere - 4. diencephalon - 5. tectum mesencephalicum - 6. corpus cerebelli - 7. rhombencephalic ventricle - 8. spinal cord - 9. electrical organ.]*

de l'ORSTOM, spécialiste des Chondrichtyens. Grâce au coefficient d'allométrie intraspécifique (allométrie de croissance) des Chondrichtyens, déterminé chez plusieurs espèces sur

des échantillons d'individus de tous âges et de toutes tailles (sa valeur moyenne est de 0,560 (Ridet *et al.*, 1973; Bauchot *et al.*, 1976; Platel *et al.*, 1985)), on peut extrapoler le poids encéphalique correspondant à ce poids somatique moyen. Cette approximation corrige les inconvénients à utiliser des individus juvéniles.

Le tableau I donne les poids somatiques (S), encéphaliques (E) et les sources (lieu de capture ou référence bibliographique retenue) des 81 espèces étudiées. La figure 2 illustre ces données en doubles coordonnées logarithmiques.

Bien que figurant sur ce graphique, les espèces n° 13 *(Isistius brasiliensis)* et n° 15 (*Somniosus microcephalus*) (Myagkov, 1991), dont les poids encéphaliques respectifs apparaissent comme manifestement sous-estimés, n'ont pas été retenues dans les calculs. On n'a pas tenu compte non plus des espèces n° 24 *(Carcharias taurus)* et 71 *(Dasyatis sabina)* (Crile et Quiring, 1940) qui paraissent nettement sous-encéphalisées en raison de l'importance de leur poids somatique. Les quatre espèces de Mobulidés (n° 76 à 79 - Fossi, 1984), enfin, nous apportent des données numériques pour lesquelles nous n'avons pas suffisamment d'informations sur la façon dont elles ont été obtenues: elles seront prises en compte dans la discussion mais n'interviendront pas dans le calcul des références numériques qui suivent. Dans l'échantillon restant, 5 ensembles ont un effectif supérieur à trois espèces: Hexanchiformes (4), Squaliformes (12), Carcharhiniformes (23), Rajiformes (17)

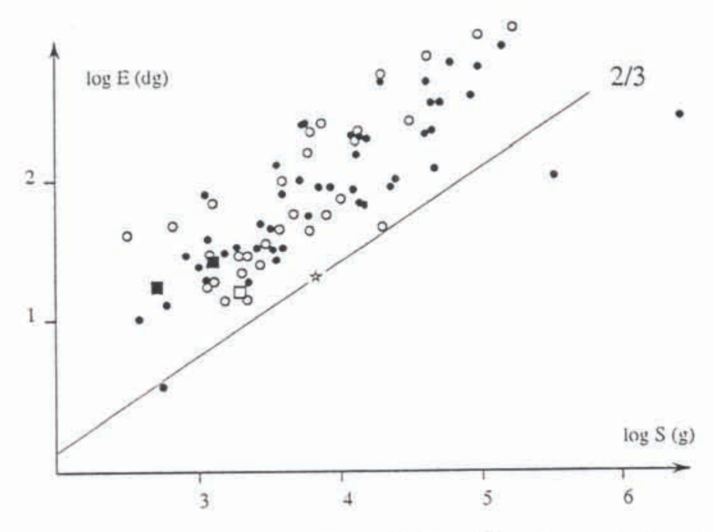


Fig. 2. - Relations encéphalo-somatiques (E: poids encéphalique / S: poids somatique), en doubles coordonnées logarithmiques, des 81 espèces de Chondrichtyens étudiées. L'axe majeur réduit de pente 2/3 passe par le point figuratif de l'ange de mer (*Squatina squatina* n° 48) (étoile blanche). Les autres espèces sont désignées selon les figurés suivants: ronds noirs: Requins (Hexanchiformes - Squaliformes - Hétérodontiformes - Orectolobiformes - Lamniformes - Carcharhiniformes); ronds blancs: Rajiformes et Myliobatiformes; carré blanc: Torpédiniformes; carrés noirs: Holocéphales. *[Brain (E) / body size (S) relationships in logarithmic coordinates of the 81 Chondrichthyan species studied. The reduced major axis - slope 2/3 - corresponds to the point of the Angel shark (*Squatina squatina *n° 48) (white star). The others species are represented according to the following conventions: black circles: Sharks (Hexanchiformes - Squaliformes - Heterodontiformes - Orectolobiformes - Lamniformes - Carcharhiniformes); white circles: Rajiformes et Myliobatiformes; white square: Torpediniformes; black squares: Holocephali.]*

et Myliobatiformes (8). Les 9 dernières espèces se répartissent en Hétérodontiformes (1), Orectolobiformes (2), Lamniformes (2), Squatiniformes (1), Torpédiniformes (1) et Holocéphales (2).

C'est la formule de Snell (1892) qui donne l'expression de la masse encéphalique (E), en fonction de la masse du corps (S), soit: $E = k\ S^{\alpha}$. Les coefficients d'allométrie α caractérisent l'ensemble du groupe ou chacun des principaux ordres. On en déduit les indices d'encéphalisation propres à chaque espèce, $i = 100\ k\ /\ k_0$: on calcule ces indices en prenant pour référence k_0 le coefficient d'encéphalisation qui correspond à l'espèce la moins encéphalisée, *Squatina squatina* (n° 48), à laquelle on donne a priori l'indice 100. L'extrapolation évoquée plus haut à propos du poids encéphalique des juvéniles conduit à des valeurs d'indice corrigé (I_C) plus fiables (Tableau I, colonne de droite).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Coefficient d'allométrie (Fig. 2)

Le coefficient d'allométrie (axe majeur réduit) de chacun des ensembles d'effectif supérieur à 3 est différent d'un groupe à l'autre: Hexanchiformes: 0,660, Squaliformes: 0,528, Carchariniformes: 0,736, Rajiformes: 0,724 et Myliobatiformes: 0,493.

La valeur moyenne (pondérée par le nombre d'individus de chaque lot) est de 0.659. Le calcul effectué avec les 64 espèces conduit à un coefficient d'allométrie de 0,792; cette valeur prend place entre celle qui avait été proposée dans un article antérieur, 0,939 (Bauchot *et al.*, 1976), et la valeur 2/3 mise en évidence chez les principaux groupes de Vertébrés étudiés.

Une analyse canonique réalisée sur chacun des 5 ensembles, en prenant les Squaliformes comme référence, donne des coefficients moins dispersés, sauf pour les Rajiformes: Hexanchiformes: 0,610, Squaliformes: 0,669, Carchariniformes: 0,722, Rajiformes: 0,823 et Myliobatiformes: 0,642.

Appliquée aux 64 espèces réunies, elle fournit un coefficient d'allométrie de 0,670, très proche de la valeur théorique 2/3 qui sera utilisée pour le calcul des indices en choisissant la référence 100 pour *Squatina squatina* (n° 48).

Les divers ordres de Chondrichtyens ont un coefficient d'allométrie de filiation peu différent de la valeur théorique 2/3 proposée par Snell (1892) et retrouvée depuis pour les divers groupes de Vertébrés (Mammifères, Reptiles, Amphibiens Anoures et Urodèles, Téléostéens). La valeur proche de l'isométrie (0,939) précédemment trouvée pour les Chondrichtyens (Bauchot *et al.*, 1976) était due, comme nous l'avions pressenti à l'époque, à la nature hétérogène de l'échantillon.

Indices d'encéphalisation

L'examen des deux colonnes de droite du tableau I révèle une grande diversité des indices (jusqu'à 1424, indice corrigé pour le n° 36, *Carcharhinus amblyrhynchos*). Avant d'analyser les particularités adaptatives de ces animaux, nous devons envisager l'influence éventuelle de la phylogénie de ce groupe.

Encéphalisation et phylogénie (Fig. 3)

Certains ordres et certaines familles sont considérés comme primitifs, d'autres comme plus évolués: les indices d'encéphalisation sont-ils faibles chez les premiers, plus élevés chez les seconds? Les Hexanchiformes, considérés comme primitifs, ont des indi-

Tableau I. - Liste des 81 espèces de Chondrichtyens étudiées. Valeurs numériques (poids somatique S et poids encéphalique E) relevées dans la littérature ou obtenues par les auteurs du présent article. Les deux dernières colonnes de droite donnent pour chaque espèce les valeurs de l'indice d'encéphalisation (I) et l'indice corrigé (I_c) (Explications dans le texte). *[List of the 81 species of Chondrichthyans studied. Numerical data (body weight S and brain weight E) according to literature or measured by the present paper's authors. The last two columns on the right of the table give for each species the encephalization index (I) and its corrected value (I_C) (see explanations in text).]*

N°	Nom des espèces	S (g)	E (g)	Source	I.	I_c
	HEXANCHIFORMES					
	Hexanchidae					
1	*Hexanchus griseus*	22 000	9,989	Geryon 2	202	178
2	*Hexanchus vitulus*	20 200	9,000	Nouvelle Calédonie	193	185
3	*Heptranchias perlo*	2 120	1,940	Myagkov 1991	188	153
	Chlamydoselachidae					
4	*Chlamydoselachus anguineus*	3 550	3,390	Myagkov, 1991	232	227
	SQUALIFORMES					
	Squalidae					
5	*Centrophorus granulosus*	1 360	3,160	Myagkov, 1991	392	418
6	*Centrophorus moluccensis*	3 100	3,400	Atoll d'Eniwetak	255	296
7	*Centrophorus squamosus*	7 700	8,917	Geryon 1	364	443
8	*Centroscymnus cœlolepis*	12 200	5,478	Geryon 1	164	201
9	*Dalatias licha*	13 034	6,717	Geryon 1	193	232
10	*Deania calcea*	5 400	5,558	Geryon 1	288	351
11	*Deania quadrispinosa*	1 750	3,470	Myagkov, 1991	383	404
12	*Etmopterus spinax*	375	1,062	La Réunion	328	370
13	*Isistius brasiliensis*	540	0,370	Myagkov, 1991		
14	*Scymnodon ringens*	2 590	5,023	Geryon 1	425	461
15	*Somniosus microcephalus*	280 000	10,290	Myagkov, 1991		
16	*Squalus acanthias*	10 625	8,770	Geryon 1	289	342
17	*Squalus melanurus*	1 115	3,270	Nouvelle Calédonie	488	492
	Oxynotidae					
18	*Oxynotus paradoxus*	2 400	3,434	Geryon 2	306	355
	HETERODONTIFORMES					
19	*Heterodontus francisci*	2 930	4,730	Northcutt, 1977	367	449
	ORECTOLOBIFORMES					
	Rhincodontidae					
20	*Ginglymostoma cirratum*	45 300	34,815	Northcutt, 1977	433	421
21	*Nebrius concolor*	11 700	15,123	Atoll d'Eniwetak	466	407
	LAMNIFORMES					
	Lamnidae					
22	*Isurus oxyrynchus*	40 500	12,130	Myagkov, 1991	163	153
	Cetorhinidae					
23	*Cetorhinus maximus*	2 000 000	26,800	Stott, 1980	26	29
	Odontospididae					
24	*Carcharias taurus*	123 000	82,550	Crile & Quiring, 1940		
	CARCHARHINIFORMES					
	Scyliorhinidae					
25	*Galeus melastomus*	950	2,538	Geryon 1	420	475
26	*Poroderma marleyi*	1 050	2,070	Myagkov, 1991	321	366
27	*Scyliorhinus canicula*	576,5	1,378	Roscoff	319	328
28	*Scyliorhinus stellaris*	3 250	2,850	Mer du Nord	207	225
	Triakidae					
29	*Galeorhinus galeus*	4 700	10,281	Mer du Nord	584	557
30	*Mustelus asterias*	800	3,088	Mer du Nord	575	560
31	*Mustelus canis*	6 500	9,141	Northcutt, 1977	418	506
	Sphyrnidae					
32	*Sphyrna lewini*	55 710	65,868	Northcutt, 1977	714	745
33	*Sphyrna zygaena*	17 500	49,688	La Réunion	1169	1006

Table I (suite)

	Carcharhinidae					
34	*Carcharhinus acronotus*	3 650	8,350	Myagkov, 1991	562	588
35	*Carcharhinus albimarginatus*	5 000	24,792	Australie	1351	1244
36	*Carcharhinus amblyrhynchos*	5 300	25,250	Northcutt, 1978	1339	1424
37	*Carcharhinus falciformis*	36 240	47,652	Northcutt 1977	688	704
38	*Carcharhinus isodon*	10 870	20,625	Northcutt, 1977	668	764
39	*Carcharhinus leucas*	83 800	59,796	Northcutt, 1977	494	545
40	*Carcharhinus limbatus*	39 500	22,010	Myagkov, 1977	300	326
41	*Carcharhinus longimanus*	40 000	35,400	Myagkov, 1977	479	474
42	*Carcharhinus melanopterus*	1 075	8,006	Atoll d'Eniwetak	1221	1133
43	*Carcharhinus obscurus*	12 000	20,757	La Réunion	629	540
44	*Galeocerdo cuvieri*	72 000	37,805	La Réunion	346	317
45	*Prionace glauca*	36 100	21,210	Myagkov, 1991	307	306
46	*Rhizoprionodon acutus*	3 375	13,225	Australie	946	1106
47	*Triaenodon obesus*	13 700	20,060	Atoll d'Eniwetak	555	652
	SQUATINIFORMES					
	Squatinidae					
48	*Squatina squatina*	6 000	2,061	Roscoff	100	100
	RAJIFORMES					
	Platyrhinidae					
49	*Platyrhinoidis triseriata*	2 030	1,507	Northcutt, 1977	150	176
	Rajidae					
50	*Bathyraja spinicauda*	17 200	4,680	Myagkov, 1991	111	134
51	*Raja (Raja) asterias*	1 805	3,028	Roscoff	326	394
52	*Raja (Raja) brachyura*	5 500	4,534	Mer du Nord	232	272
53	*Raja (Leucoraja) circularis*	2 710	3,613	Geryon 2	297	358
54	*Raja (Raja) clavata*	7 200	6,030	Roscoff	257	303
55	*Raja (Raja) eglanteria*	1 100	1,826	Northcutt, 1977	275	315
56	*Raja (Leucoraja) fullonica*	3 400	4,620	Geryon 2	326	370
57	*Raja(Rajella) fyllae*	1 450	1,458	Mer de Baffin	182	215
58	*Raja (Amblyraja) hyperborea*	2 490	2,640	Myagkov, 1991	230	243
59	*Raja (Raja) microocellata*	1 900	2,222	Mer du Nord	232	269
60	*Raja (Leucoraja) naevus*	1 200	1,979	Mer du Nord	280	317
61	*Raja (Dipturus) nidarosiensis*	9 000	7,376	Geryon 2	271	304
62	*Raja (Amblyraja) radiata*	1 160	3,103	Mer de Baffin	450	472
63	*Raja (Raja) undulata*	4 300	6,089	Roscoff	368	441
	Rhinobatidae					
64	*Aptychotrema rostrata*	2 100	3,026	Nouvelle Calédonie	295	329
65	*Rhinobatos productus*	3 620	10,021	Northcutt, 1977	677	692
	TORPEDINIFORMES					
	Torpedinidae					
	Torpedo marmorata	1 871,4	1,550	Concarneau	163	173
	MYLIOBATIFORMES					
	Dasyatidae					
67	*Dasyatis americana*	27 500	26,450	Myagkov, 1991	460	556
68	*Dasyatis centroura*	5 660	21,846	Northcutt, 1978	1093	934
69	*Dasyatis kuhlii*	1 200	7,112	Nouvelle Calédonie	1008	1118
70	*Dasyatis pastanica*	6 800	24,872	La Réunion	1 103	1309
71	*Dasyatis sabina*	17 580	54,490	Crile & Quiring, 1940		
72	*Taeniura lymma*	313	4,354	Mer Rouge	1519	1093
	Myliobatidae					
73	*Myliobatis freminvillei*	5 430	15,708	Northcutt, 1978	810	927
74	*Aetobatus narinari*	12 000	22,400	Myagkov, 1991	679	828
	Potamotrygonidae					
75	*Potamotrygon motoro*	630	4,961	Northcutt, 1977	1086	993
	Mobulidae					
76	*Mobula japanica*	94 000	110,000	Fossi, 1984	839	839
77	*Mobula thurstoni*	40 000	72,000	Fossi, 1984	974	974
78	*Mobula tarapacana*	165 000	122,000	Fossi, 1984	639	639
79	*Mobula munkiana*	11 800	20,000	Fossi, 1984	613	613
	HOLOCEPHALES					
80	*Chimaera monstrosa*	1 176	3,274	Geryon 1	471	531
81	*Hydrolagus mirabilis*	515	1,863	Geryon 2	465	473

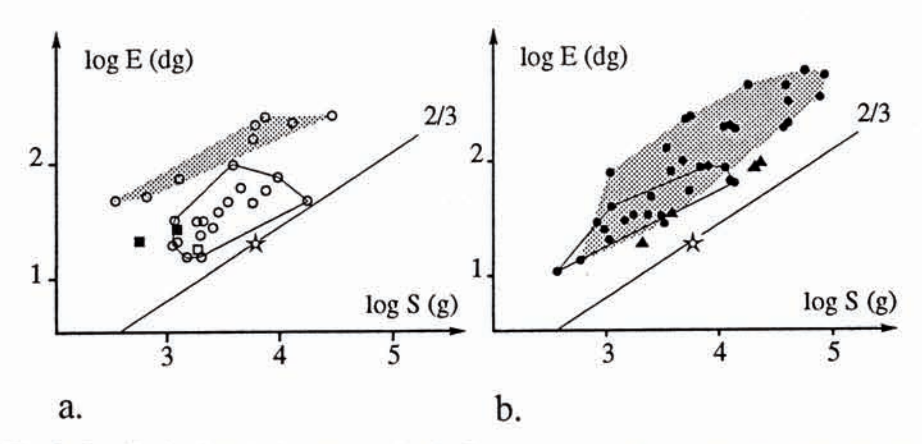


Fig. 3. - Localisation des principaux ensembles de Chondrichtyens. La droite de régression (axe majeur réduit) de pente 2/3 passe par le point représentatif de l'ange de mer (*Squatina squatina* n° 48) (étoile blanche) et matérialise le niveau d'indice 100. a. Polygones des Rajiformes (en blanc) et des Myliobatiformes (en hachuré). Les carrés noirs désignent les 2 espèces d'Holocéphales. b. Polygones des Squaliformes (en blanc) et des Carcharhiniformes (en hachuré). Les 4 triangles noirs désignent les 4 espèces d'Hexanchiformes étudiées. *[Localization of the main groups of Chondrichthyans. The regression line - slope 2/3 - corresponds to the point of the Angel shark (*Squatina squatina *n° 48) (white star); it shows the value 100 of the index of encephalization. a. Polygons of Rajiformes (white polygon) and Myliobatiformes (crosshatched polygon). The black squares belong to the 2 species of Holocephali. b. Polygons of Squaliformes (white polygon) and Carcharhiniformes (crosshatched polygon). The 4 black triangular dots belong to the 4 species of Hexanchiformes.]*

ces faibles (de 153 à 227), et les Squaliformes (201 à 492) sont moins encéphalisés que les Carcharhiniformes (225 à 1424). De même, les Rajiformes (134 à 472) sont moins encéphalisés que les Myliobatiformes (556 à 1309) (Fig. 3 a, b). Quant aux Holocéphales, les deux valeurs obtenues (473 et 531) pourraient traduire l'existence, dans ce groupe, d'un mélange de caractères primitifs et de caractères évolués (Arambourg et Bertin, 1958).

En fait, comme le soulignent Bauchot *et al.* (1989) chez les Téléostéens, la phylogénie ne peut être retenue comme une source d'explication unique et déterminante. De nombreuses variations adaptatives viennent majorer ou minorer, parfois dans une très large mesure, les indices d'encéphalisation; elles sont de nature et d'importance très variables dans un même ordre, comme le montre l'amplitude des indices chez les Carcharhiniformes. Il existe aussi des interférences probables entre les diverses particularités biologiques, mais il est difficile de les hiérarchiser. Il semble pourtant que les rapports avec le fond marin soient un des principaux facteurs.

Vie benthique, vie pélagique: relation avec l'encéphalisation ? (Fig. 4)

Les espèces benthiques sont liées au fond, le plus souvent parce qu'elles y trouvent les éléments de leur alimentation (Crustacés, Mollusques, Echinodermes).

Les Hexanchiformes sont benthiques et ont une nage généralement lente et ondulante; les Chlamydosélachidés sont de plus semi-abyssaux. Associées à leur niveau primitif, ces particularités se traduisent par des indices d'encéphalisation peu élevés (153 à 227). Hétérodontiformes et Orectolobiformes sont aussi des formes indolentes qui trouvent leur nourriture sur le fond, en particulier oursins et coquillages qu'ils broient de leurs dents en

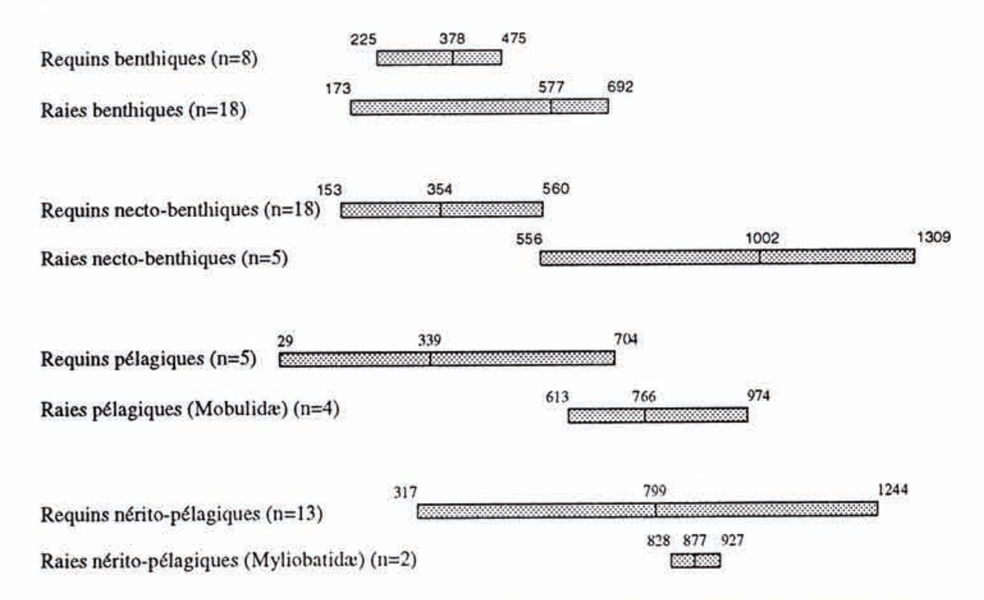


Fig. 4. - Indices d'encéphalisation des Requins et des Raies, regroupés en fonction de leur mode de vie: benthique, necto-benthique, pélagique, nérito-pélagique. Dans chaque cas sont indiqués: l'effectif de l'échantillon (n), l'indice moyen et les indices extrêmes. *[Indices of encephalization of Sharks and Rays according their way of life: benthic, necto-benthic, pelagic, nerito-pelagic. For each sample are given: the number of individuals (n), the mean and the extremes indices.]*

pavé *(Heterodontus)*; les indices de ces espèces sont un peu plus élevés (449 pour *Heterodontus*) et se rapprochent des indices des Rhincodontidés (407 à 421) qui sont pourtant pélagiques. Leur mode de vie étant voisin, l'écart avec les Hexanchiformes n'est peut-être dû qu'au statut primitif de ces derniers.

D'autres espèces de Requins ont un mode de vie necto-benthique mais pratiquent une chasse active. C'est le cas des Squaliformes benthiques et semi-abyssaux comme *Oxynotus*. Leurs indices se situent en moyenne autour de 350 et sont donc supérieurs à ceux des espèces semi-abyssales. On aurait pu penser que les ressources alimentaires du milieu abyssal imposent aux prédateurs des performances supérieures à celles des espèces côtières qui disposent de ressources plus abondantes; il n'en est rien. Les Carcharhiniformes offrent également des formes côtières et benthiques (comme les Triakidés) dont les dents aplaties sont adaptées au broyage des Crustacés et des Mollusques: leurs indices sont supérieurs (aux alentours de 500) à ceux des autres groupes pratiquant le même mode de vie.

Les formes pélagiques nagent vigoureusement et rapidement en pleine eau; ce sont de redoutables chasseurs (Sphyrnidés, Carcharhinidés) et leurs indices sont les plus élevés; ainsi *Carcharhinus albimarginatus* (indice 1244), fréquent à l'extérieur des récifs coralliens, affronte des conditions plus rudes que dans les lagons. Bien qu'étant également pélagiques, les Lamniformes, pour lesquels nous n'avons que 2 valeurs sûres, semblent peu encéphalisés. Chez *Cetorhinus*, cette faible encéphalisation (indice 29) est liée à une alimentation microphage à base de plancton et à une nage lente. *Isurus*, également pélagique et pratiquant la chasse en groupe, a lui aussi un indice qui dépasse à peine la valeur 150.

Si on s'en tient à l'opposition benthique / pélagique, une coupure très nette sépare les Rajiformes et les Myliobatiformes. Dans les deux cas l'alimentation reste liée au fond, mais alors que les Rajiformes ne s'en éloignent guère, les Myliobatiformes sont plus pélagiques. Dans le premier groupe, on peut opposer les Rhinobatidés (mangeurs de Crustacés, d'Echinodermes et de Mollusques vivant sur le fond) aux Rajidés chassant à l'affût. Les préférences alimentaires moins strictes des seconds se manifestent par des indices inférieurs à ceux du premier groupe (Guitares de mer). Chez les Myliobatiformes, la vie pélagique, parfois accompagnée d'un comportement grégaire (*Myliobatis freminvillei* et *Mobula*), est liée à des indices élevés. Les Dasyatidés semblent être les mieux adaptés aux conditions de nage pélagique et d'alimentation benthique; là encore les écarts, comme chez les Carcharhiniformes, traduisent des différences purement spécifiques.

L'Ange de mer *(Squatina squatina)* illustre les grandes lignes que l'on vient de dégager sur les relations entre le mode de vie benthique ou pélagique, le régime alimentaire et l'encéphalisation. Inféodé au fond, benthique, il chasse à l'affût des poissons, des Mollusques et des Oursins: son degré d'encéphalisation à été retenu comme référence pour l'ensemble des Chondrichthyens (indice 100).

On dispose en revanche de peu d'éléments qui permettent d'expliquer la faible valeur (173) de *Torpedo marmorata*; outre son mode de vie et de nutrition benthiques, c'est peut-être aussi sa protection contre les prédateurs par décharges électriques (et non par fuite) qui seraient en cause.

Poursuite active ou chasse à l'affût

Bien que carnivores, les Elasmobranches ont souvent des préférences alimentaires qui supposent des recherches plus poussées de la proie et donc une meilleure analyse sensorielle du milieu. C'est le cas du Requin marteau *(Sphyrna zygaena,* n° 33, indice 1006), grand amateur de raies pastenagues. Ses proies étant pélagiques et nageuses actives, cela nécessite une poursuite complexe que traduit sa forte encéphalisation. Le faible indice du Requin tigre *(Galeocerdo cuvieri,* n° 44, indice 317), semble peu compatible avec ce qu'on sait de son régime alimentaire; très éclectique à cet égard, il s'attaque aussi bien aux tortues marines nageuses peu véloces, qu'aux oiseaux de mer qu'il capture en surface.

Les espèces utilisant la marée haute pour envahir des zones riches en proies mais protégées de leurs incursions à marée basse, ont une meilleure encéphalisation, liée peut-être à la détection et à la capture rapide des proies en eaux peu profondes: *Carcharhodon melanopterus* (indice 1133), *Taeniura limma* (indice 1093) et *Myliobatis freminvillei* (indice 927) possèdent les indices les plus élevés dans leurs groupes respectifs. En revanche, le niveau d'encéphalisation est plus faible chez d'autres prédateurs actifs comme *Prionace glauca* (indice 305) qui se nourrit de calmars et *Carcharinus longimanus* (indice 474) qui se nourrit de thons. Les nombreux Carcharhinidés qui se repaissent de carcasses de baleines dérivantes sont aussi moins encéphalisés. Les mangeurs de Mollusques peu mobiles, comme *Squatina* (indice 100), ou d'Oursins, comme *Heterodontus* (indice 449), appartiennent également à cette catégorie et ont un indice faible. Il en va de même du Requin tigre déjà mentionné, qui ajoute souvent des coquillages aux poissons qui constituent l'essentiel de son alimentation.

La chasse à l'affût se rencontre dans plusieurs groupes. Elle trouve une plus grande efficacité chez les espèces qui se camouflent grâce à une robe parsemée de taches cryptiques (*Orectolobus*, jeunes *Ginglymostoma*). Elle est liée à l'indice le plus faible (*Squatina*: 100) ou à l'indice très peu élevé de la torpille (*Torpedo marmorata*: 173) qui

s'embusque sous une fine couche de sable pour attendre une proie qu'elle assomme d'une décharge électrique.

Protection contre les prédateurs

On vient d'évoquer, à propos de l'affût, le recours au camouflage et aux décharges électriques. Ce sont des moyens qui sont aussi des protections efficaces contre les prédateurs. D'autres espèces découragent une éventuelle prédation par leur grande taille. Cette modalité, des plus passives, s'accompagne d'indices généralement faibles par rapport à ceux des espèces voisines de taille plus réduite: on retiendra pour exemples: *Carcharhinus limbatus* (S = 39 500 g - indice 326) et *Carcharhinus melanopterus* (S = 1 075 g - indice 1133), *Galeocerdo cuvieri* (S = 72 000 g - indice 317) ou encore *Dasyatis americana* (S = 27 500 g - indice 556) et *Dasyatis kuhlii* (S = 1 200 g - indice 1118).

CONCLUSION

Dans la recherche de liens éventuels entre les indices d'encéphalisation et les adaptations écobiologiques chez les Chondrichtyens, la phylogénie peut être un critère initial, mais elle n'explique pas à elle seule la diversité des indices. Un constat de même nature a précédemment été dressé par Ridet et Bauchot (1990) dans l'étude du groupe des Téléostéens. On considère cette référence évolutive comme une donnée fondamentale, mais des adaptations diverses peuvent la modifier. Néanmoins les Hexanchiformes confirment leur statut primitif par des indices médiocres et peu diversifiés, proches de 200. On peut proposer une explication de même nature chez les Raies, où un écart très significatif sépare les Rajiformes (indice moyen 330) des Myliobatiformes (indice moyen 970).

Les Elasmobranches sont tous prédateurs mais occupent des milieux variés parmi lesquels on peut opposer la vie benthique (milieu essentiellement à 2 dimensions qui permet le mimétisme protecteur des prédateurs et la chasse à l'affût - tous critères compatibles avec une encéphalisation relativement faible) et la vie pélagique (milieu à 3 dimensions, sans repères, ouvert à la prédation et où la poursuite est de règle - justifiant un niveau d'encéphalisation plus important).

Au sein de chaque groupe et quel que soit le groupe analysé, d'importantes variations se rencontrent en fonction du mode de vie et notamment des habitudes alimentaires. La chasse active nécessite une locomotion puissante; elle suppose aussi des récepteurs sensoriels adaptés, notamment pour l'olfaction et les sens mécaniques (ligne latérale et oreille interne) chez les Elasmobranches (Viverge, 1989). Dans cette activité, les animaux font également appel à un sens électrique très efficace (détection par électrolocalisation); la vision elle-même, bien que secondaire chez les requins, est sollicitée pour la détection des objets et des mouvements, même dans des conditions de faible luminosité. Tout cet équipement sensoriel explique, à n'en pas douter, les indices que l'on relève chez les Carcharhiniformes (valeur moyenne 650, avec des valeurs supérieures à 1000). Les Squaliformes en revanche apparaissent moins doués dans ce domaine, ce qui se traduit par des indices plus faibles (en moyenne 360).

Dans de nombreux groupes de Vertébrés, la vie sociale s'exprime par des niveaux d'encéphalisation plus poussés. Les Sélaciens sont des animaux en général solitaires que la présence d'une proie ou l'existence d'un milieu alimentaire favorable peuvent éventuellement réunir en groupe. Notre échantillon comporte deux espèces qui pratiquent cette ébauche de vie sociale: il s'agit des bancs de *Myliobatis freminvillei* et des groupes d'individus

d'*Isurus*. Si l'indice élevé de la première espèce plaide en faveur d'une incidence sur l'encéphalisation, celui de la seconde figure en revanche parmi les plus bas.

Notre étude éclaire les divers degrés d'encéphalisation des Sélaciens: elle confirme le statut primitif des Hexanchiformes; elle isole les Rajiformes des Myliobatiformes pour des raisons sans doute plus évolutives qu'adaptatives si on s'en tient à l'écart important qui sépare les indices moyens de chaque ensemble; en revanche, la différence est peu marquée entre Squaliformes et Carcharhiniformes et nous préférons retenir l'hypothèse chez ces derniers de spécialisations adaptatives plus poussées.

Remerciements. - La collecte du matériel qui vient d'être analysé n'a pu se faire que grâce à l'efficace collaboration de nombreux collègues et amis: MM. Paul Guézé (Ile de La Réunion), J.E. Randall (Bishop Museum, Honolulu), H. Capetta et J.C. Quéro (IFREMER) et le personnel des Stations de Biologie marine de Roscoff et de Concarneau. M. Bernard Seret (ORSTOM) nous a été d'un précieux concours en nous faisant profiter de ses connaissances ainsi que Madame M-L. Bauchot pour sa lecture critique du manuscrit.

RÉFÉRENCES

ARAMBOURG C. & L. BERTIN, 1958. - Sous-classe des Sélaciens. *In*: Traité de Zoologie (Grassé P.P., éd.), 13(3): 2016-2067.

BAUCHOT R., PLATEL R. & J-M. RIDET, 1976. - Brain-body weight relationships in Selachii. *Copeia*, 1976(2): 305-310.

BAUCHOT R., RANDALL J.E., RIDET J-M. & M-L. BAUCHOT, 1989. - Encephalization in tropical teleost fishes and comparison with their mode of life. *J. Hirnforsch.*, 30(6): 645-669.

COMPAGNO L.J.V., 1977. - Phyletic relationships of living sharks and rays. *Am. Zool.*, 17: 303-322.

CRILE C. & D.P. QUIRING, 1940. - A record of the body weight and certain organ and gland weight of 3690 animals. *Ohio J. Sci.*, 40: 219-259.

FOSSI A., 1984. - Quelques aspects de la biologie des raies du genre *Mobula* du Golfe de Californie. Mémoire de fin d'études - Institut national des Techniques de la Mer, Cherbourg.

MYAGKOV N.A., 1987. - Forebrain body size relationships in cartilaginous fishes as indicator of the central nervous system organization level. *J. Comp. Biochem. Physiol.*, 23: 147-149.

MYAGKOV N.A., 1991. - The brain size of living Elasmobranchii as their organization level indicator. I. General analysis. *J. Hirnforsch.*, 32(5): 553-561.

NORTHCUTT R.G., 1977. - Elasmobranch central nervous system organization and its possible evolutionnary significance. *Am. Zool.*, 17: 411-429.

NORTHCUTT R.G., 1978. - Brain organization in the cartilaginous fishes. pp. 11-64. *In*: Sensory Biology of Sharks, Skates and Rays (Hodgson E.S. & R.F. Mathewson, eds). 666 p. Arlington: Off. Naval Res.

PLATEL R., 1976. - Analyse volumétrique comparée des principales subdivisions encéphaliques chez les Reptiles Sauriens. *J. Hirnforsch.*, 17(6): 513-537.

PLATEL R., 1980. - Analyse volumétrique comparée des principales subdivisions télencéphaliques chez les Reptiles Sauriens. *J. Hirnforsch.*, 21(3): 271-291.

PLATEL R., DELFINI C. & M. DIAGNE, 1985. - Brain-body weight ratio in holocephalian fishes. pp. 81-85. *In:* Proc. Vth Congr. Europ. Ichthyol., Stockholm (Kullander S.O., ed.).

RIDET J-M. & R. BAUCHOT, 1990. - Analyse quantitative de l'encéphale des Téléostéens: caractères évolutifs et adaptatifs de l'encéphalisation. I. Généralités et analyse globale. *J. Hirnforsch.*, 31(1): 51-63.

RIDET J-M., BAUCHOT R., DELFINI C., PLATEL R. & M. THIREAU, 1973. - L'encéphale de *Scyliorhinus canicula* (Linnæus, 1758) (Chondrichthyes, Selacii, Scyliorhinidæ). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Cah. Biol. mar. Roscoff*, 14: 11-28.

RIDET J-M., BAUCHOT R., DIAGNE M. & R. PLATEL, 1977. - Croissance ontogénétique et phylogénétique de l'encéphale des Téléostéens. *Cah. Biol. mar. Roscoff*, 18: 163-176.

SNELL O., 1892. - Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und der geistigen Fähigkeiten. *Ark. Psych. Nerv.*, 23: 436-446.

STOTT F.C., 1980. - A note on the spaciousness of the cavity aroud the brain of the basking shark, *Cetorhinus maximus* (Gunner). *J. Fish Biol.*, 16: 665-667.

TIMMEL J-F. & R. PLATEL, 1988. - L'encéphalisation chez les Serpents de la famille des Colubridæ (Ophidia). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 306(série III): 479-482.

VIVERGE L., 1989. - Biologie sensorielle des requins. *Oceanis*, 15(3): 263-281.

Reçu le le 10.05.1994.
Accepté pour publication le 07.07.1994.